Exzentrizität, Querschnittsform und anatomische Differenzierung heterotropher Achsen

Von

Dozenten Prof. i. R. Dr. Ludwig Lämmermayr, Graz

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Dezember 1939)

I. Nadelhölzer.

A. Ausmaß der Hypotrophie. Vergleichende Untersuchungen darüber, ob und inwieweit geneigte Achsen verschiedener Nadelholzarten von Natur aus zu verschiedenen Graden exzentrischer Ausbildung ihres Holzkörpers neigen — was besonders klar dann zutage treten dürfte, wenn sie sich unter möglichst gleichen, äußeren Bedingungen befinden —, sind bisher kaum angestellt worden. Indirekt sprechen allerdings die Beobachtungen Jaccard's (Über Vers. z. Best. d. Zellsaftkonzentration i. d. Kambialzone b. exz. Dickenwachstum, II. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 81, 1935, p. 35—38), daß bei der Waldföhre an horizontalen, drei- bis mehrjährigen Ästen an der Unterseite ein Plus des osmotischen Druckes von meist 1·5 Atmosphären gegenüber der Oberseite, an solchen der Bergföhre aber meist nur von weniger als 1 Atm. herrsche, für diese Annahme, da nach Jaccard zwischen der Höhe der osmotischen Druckunterschiede und der jeweiligen Größe der Exzentrizität des Holzes eine annähernde, wenn auch nicht strenge Proportionalität besteht. Ich habe vorläufig neun einheimische Nadelholzarten auf den Grad der Exzentrizität ihrer Achsen geprüft, wobei zunächst horizontale, geradlinig verlaufende Sprosse annähernd gleichen Umfanges (bis zu 6 *cm*) und gleicher Verzweigungsordnung zur Untersuchung gelangten, denen wieder Schnitte von korrespondierenden Stellen, so von der Astbasis sowie in einiger Entfernung davon, gegebenenfalls auch von in ihren Verlauf eingeschalteten Krümmungsstellen entnommen wurden. Die Ergebnisse sind im nachfolgenden kurz zusammengestellt. Durch konstant hohe Werte der Exzentrizität (als Verhältnis der Dicke des oberseitigen Holzkörpers zum unterseitigen, erstere gleich 1 gesetzt) ist vor allem *Taxus baccata* ausgezeichnet. Ihre beobachtete maximale Exzentrizität war häufig 1:5. Ebenso verhielt sich *Juniperus communis.* Geringere

Werte erreichten *Juniperus nana* (1:3·5), *Pinus silvestris* (1:3), *Abies alba* (1:2·7), *Pinus mugo Turra* (1:2), *Pinus cembra* (1:2), *Picea excelsa* (1:1·8), *Larix decidua* (1:1·75). Speziell die von mir bei *Pinus silvestris* und *P. mugo* ermittelten Unterschiede der maximalen Exzentrizität stimmen recht gut mit den von Jaccard für die Waldföhre bzw. Bergföhre gefundenen Unterschieden des osmotischen Druckes überein! Daß demnach innerhalb vorgenannter Nadelhölzer wesentliche Verschiedenheiten in bezug auf ihre Veranlagung zu exzentrischer Ausbildung ihres Holzkörpers bestehen, ist nicht zu bezweifeln, wobei es mir natürlich ferne liegt, zu behaupten, daß die im einzelnen beobachteten maximalen Werte der Exzentrizität gelegentlich, auch unter natürlichen Verhältnissen, nicht überboten werden könnten. Der Hinweis darauf, daß nach Wiesner (Exp. Nachweis paraton. Trophieen b. Dickenwachst. d. Holzes d. Fichte, Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 14, 1896, p. 183) an einem horizontal gebogenen Hauptstamme der Fichte das nach der Biegung neu zugewachsene Holz im horizontalen Teile desselben unterseits 2- bis 5mal stärker entwickelt war als oberseits, ist allerdings nicht am Platze! Denn es ist doch einleuchtend, daß ein orthotropes ursprünglich lotrechtes Organ, die Hauptachse, wenn sie gewaltsam aus ihrer normalen Gleichgewichtslage in die Horizontale gebogen und in derselben jahrelang erhalten wird, in dieser anormalen Lage stärker geotropisch gereizt wird als ein plagiotroper Ast derselben Art, dessen normale Gleichgewichtslage von jeher die Horizontale war! Das gleiche gilt von der Zirbe Jaccards (Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une theorie physiologique de leur croissance concentrique et excentrique, 1919, p. 132/133), deren durch einen Erdrutsch in Horizontallage gebrachter Hauptstamm nach der Verlagerung unterseits einen bis 4mal stärkeren Holzkörper als oberseits ausgebildet hatte, was der Autor auf den starken Druck zurückführt, der von zwei dem verlagerten Hauptstamme lotrecht aufsitzenden Sekundärstämmen auf ihn ausgeübt wird. (Meiner Auffassung nach ist in erster Linie für diesen hohen Wert der Exzentrizität wieder die Verlagerung des Hauptstammes verantwortlich zu machen, wobei der Druck der Sekundärstämme allerdings verstärkend gewirkt haben kann.) Ich habe einmal auch eine junge Kiefer (*Pinus silvestris*) angetroffen, deren Hauptachse in ihrem oberen Teile durch positiven Heliotropismus in Horizontallage gebracht worden war und aus derselben sich noch nicht wieder aufgerichtet hatte. Die Exzentrizität des horizontalen Teiles ging mit einem Werte von 1:2 allerdings nicht über das

von mir an horizontalen Kieferästen beobachtete Maximum der Exzentrizität (1:3) hinaus, wohl weil bei solchen Lageänderungen die Exzentrizität im neugebildeten Holze nicht immer sofort, sondern erst in einem späteren Zeitpunkte oder wenigstens erst dann deutlich einsetzt, worauf Versuche von Cieslar mit umgebogenen Fichtenstämmen (zitiert von Bücher, Anatom. Änderungen b. gewaltsamer Krümmung u. geotr. Induktion, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, 1906, p. 301) sowie von Karzel mit Linde (Exp. Beitr. z. Kenntnis d. Heterotrophie von Holz u. Rinde b. *Tilia* sp. u. *Aesculus Hippocastanum*, Sitzgsber. Ak. d. Wiss. Wien, 1906, p. 8 [1354]) hindeuten. Besonderes Augenmerk richtete ich auf die Exzentrizität anliegender Achsen, worüber keinerlei zusammenhängende, genaue Beobachtungen vorliegen. Wohl gibt Jaccard (l. c. 1935) an, daß auch solche Achsen im allgemeinen exzentrisch gebaut seien, ohne aber auf den Grad ihrer Exzentrizität näher einzugehen. Rikli (Über d. Zwergwacholder, Ber. d. Schweizer bot. Ges. 1936, Bd. 46, p. 430) meint, daß die starke Exzentrizität (Größe und Art derselben ist nicht genannt) der Zweige von *Juniperus nana* darauf zurückgehe, daß sie fast immer dem Boden anliegen, mithin einseitig beleuchtet seien. Nach meinen Beobachtungen erweisen sich aber die anliegenden Achsen nicht nur des Zwergwacholders, sondern auch jene der Legföhre, Legzirbe, sowie fallweise dem Boden dicht anliegende, untere Äste der Baumzirbe, des gemeinen Wacholders und der Lärche keineswegs als stärker exzentrisch gebaut wie die nichtanliegenden, horizontalen Achsen derselben, obwohl bei letzteren die Beleuchtungsunterschiede der antagonistischen Seiten doch wesentlich geringere sind als bei ersteren, ganz abgesehen davon, daß antagonistische Seiten geneigter Zweige ja doch nicht nur von Licht, sondern auch von Wärme und Feuchtigkeit in verschiedener Weise beeinflußt werden! Anliegende Achsen, mögen sie nun primär dem Boden angedrückt verlaufen, oder sekundär aus ursprünglich horizontal verlaufenden unter der Wirkung des Eigengewichtes und zusätzlicher Schneebelastung hervorgegangen sein, befinden sich in bezug auf ihre Orientierung zum Horizonte und ihre geotropische Reizung kaum in einer anderen Lage als horizontale, nichtanliegende Sprosse derselben Art, und sowohl bei den Achsen der mehrstämmigen Legföhre als bei der Hauptachse der einstämmigen Legföhre entspricht der horizontale Verlauf, bzw. das Anliegen der normalen angeborenen Gleichgewichtslage bzw. Wuchsrichtung. Aber auch aus einem anderen Grunde ist eine stärkere Exzentrizität der anliegenden Achsen oder Achsenteile nicht zu erwarten. An-

liegende Achsen benützen den Boden als Widerlager, unterliegen keiner durch ihr Eigengewicht hervorgerufenen Zug- und Druckspannung, wie sie nichtanliegende erfahren, werden in diesem Sinne auch nicht von ihren nichtanliegenden Verzweigungen aus beeinflußt und erleiden keine Durchbiegung. Das meint ja wohl auch Leon (Techn. Prinzipien i. d. Natur, Zeitschr. d. österr. Ing. u. Architekt. Ver. 1895, Nr. 46/47, S. A., p. 19), wenn er z. B. die Legföhre als mechanisch gering beanspruchtes Holz bezeichnet! Solche anliegende Achsen bedürfen in obiger Hinsicht demnach gar keiner besonderen, mechanischen Festigung durch eine Erhöhung ihrer Exzentrizität, die übrigens nach der mechanischen Theorie Ursprungs (1901) auch nur eines der Mittel darstellt, dessen sich die Pflanze bedient, um die Biegungsfestigkeit in vertikaler Richtung zu steigern! Da nach Ursprung (Beitr. z. Erklärung d. exz. Dickenwachst., Ber. d. d. bot. Ges., 1901, Bd. 19, H. 5, p. 322) die durch das Gewicht eines Astes verursachte Biegungskraft um so geringer wird, je mehr sich die Längsachse desselben der Lotrechten nähert, habe ich auch auf die Exzentrizität schräg auf- oder abwärts gerichteter, geradlinig verlaufender Achsen geachtet. In der Tat habe ich schräg aufwärts gerichtete Äste der Fichte, Tanne und Kiefer — ceteris paribus — stets schwächer exzentrisch gebaut gefunden als horizontale. Etwas anders verhielten sich allerdings schräg abwärts gerichtete Zweige. Jene der Kiefer gehorchten noch voriger Regel, bei Fichte und Tanne aber ergaben sich, allerdings nur in je einem Falle, Abweichungen. Ein schräg abwärts gerichteter Ast ersterer ging in seiner Exzentrizität mit 1:2 nur wenig über das an horizontalen Sprossen beobachtete Maximum, ein solcher der Tanne aber mit 1:3·5 beträchtlich hinaus. Vielleicht geht dies auf Exotrophie (im Sinne Wiesners) zurück, welche ja für sich allein gleichfalls zu heterotropher Entwicklung führen oder die durch die Lage zum Horizonte gegebene Heterotrophie verstärken kann! Weiters überprüfte ich auch den Einfluß des Alters horizontaler Sprosse auf den Grad ihrer Exzentrizität, da einerseits nach Ursprung (Über d. exz. Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen u. über d. Erklärungsvers. d. exz. Dickenwachstums, Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. 29, Abt. I, 1913, p. 182) erst in späteren Jahren, entsprechend dem vermehrten Eigengewichte, deutliche Hypotrophie einsetzen soll, anderseits aber nach Kirchner-Loew-Schroeter (p. 196) schon dünne, geneigte Zweige (der Kiefer) deutlich hypotroph seien. Nach meinen Beobachtungen erreichen schon ganz schwache, horizontale Sprosse, besonders von *Taxus*, aber auch von *Picea*, *Abies*, *Pinus silvestris* und

Juniperus communis, nicht selten dieselbe, selbst maximale Exzentrizität wie drei- bis viermal so starke Sprosse derselben Art. Wiederum nach Ursprung (1901, p. 316/317) müßte an ein und demselben geneigten Sprosse die stärkste Exzentrizität jeweils an seiner Basis zu finden sein, da hier das Moment der biegenden Kraft am größten, die mechanische Beanspruchung am stärksten sei. Allerdings versteht hier Ursprung unter Exzentrizität das Verhältnis von großer (vertikaler) und kleiner (horizontaler) Achse des elliptischen Querschnittes, die mit der Exzentrizität des Holzes im früher definierten Sinne nicht streng parallel geht. Aber auch nach Jaccard (1935) soll die Hypotrophie der Koniferenäste vom Astansatze weg sich vermindern (wohl im Hinblicke auf die vom Autor an der Astbasis angenommenen besonderen, physiologischen Verhältnisse!). Ich habe jedoch in den weitaus meisten Fällen die maximale Exzentrizität nicht an der Astbasis, sondern in — allerdings geringer — Entfernung davon (5 bis 10 *cm*) im horizontalen, geradlinigen Teile der Sprosse vorgefunden oder das Maximum trat an beiden Stellen zugleich auf. Krümmungen sollen — nach verschiedenen Beobachtern —, vermöge der dabei auftretenden, stärkeren Spannungen, die Heterotrophie lokal verstärken. So fand Bücher (1906, p. 301) an umgebogenen Stämmen von *Pinus austriaca* in der Mitte der Krümmung stärkere Exzentrizität als im horizontalen Teile. Ich fand z. B. bei *Taxus* an Krümmungen oder Verdrehungen sonst geradlinig verlaufender Sprosse sowie in der Aufkrümmung, die am Ende vieler Nadelholzsprosse oft zu beobachten ist, die Exzentrizität zwar gegenüber den unmittelbar ober- und unterhalb gelegenen Teilen erhöht, aber nicht über das im horizontalen Verlaufe beobachtete Maximum hinausgehend. Bemerkt sei noch, daß nach Neger (Biologie, p. 370) speziell durch Verdrehungen an und für sich die Beigungsfestigkeit gesteigert werden soll.

B. Die Querschnittsform. Stark exzentrisch gebaute Achsen pflegen meist auch einen ± deutlich elliptischen Umriß zu besitzen. Doch kann starke Hypotrophie unter Umständen auch von kreisförmigem und umgekehrt schwache Hypotrophie von deutlich elliptischem Querschnitte begleitet sein. Wie wenig Ellipsenexzentrizität und Holzexzentrizität einander parallel gehen müssen, zeigt folgende, eigene Beobachtung. An einem Sprosse von *Taxus* war starke Hypotrophie (1:5) von einer Ellipsenexzentrizität von nur 1 2:1, an einem anderen derselben Art schwache Hypotrophie (1:2) von einer Ellipsenexzentrizität von 1·4:1 begleitet! Jedenfalls sah ich bei *Taxus*, *Juniperus communis*

und *J. nana*, zum Teil auch noch bei *Pinus silvestris* weitaus öfter deutlich elliptische Querschnittsform als bei *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Pinus mugo* und *P. cembra.* Dabei war die Ellipsenform wieder am deutlichsten meist in einiger Entfernung vom Astansatze oder an Krümmungsstellen ausgeprägt, an jüngeren Zweigen oft ebenso deutlich wie an älteren, während nach Ursprung (1901, p. 316/317) die stärkste, elliptische Ausbildung des Querschnitts an der Astbasis sich finden und die Ellipsenexzentrizität mit dem Alter des Astes zunehmen soll. Wiesner's Angabe, daß der Querschnitt um so elliptischer sich gestalte, je mehr sich die Äste der Horizontalen nähern (zitiert bei Ursprung, Unters. über d. exz. Dickenwachst. an Stämmen u. Ästen, Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. 19, I, 1906, p. 215), kann ich im allgemeinen nur bestätigen. Schräg abwärts gerichtete Achsen der Fichte, Tanne, Kiefer weisen eine weniger deutlich elliptische Querschnittsform als horizontale auf, schräg abwärts gerichtete in der Regel gleichfalls. Anliegende Achsen waren selten deutlich elliptisch gebaut und wenn, dann keinesfalls in stärkerer Ausprägung als nichtanliegende Achsen derselben Art. Bei *Juniperus nana* nahm, an bandförmig abgeplatteten, anliegenden Achsen in der Nähe ihrer Ursprungsstelle, der Querschnitt die Form einer Ellipse mit horizontal gestelltem größtem Durchmesser (unter Beibehaltung der Hypotrophie) an, an Krümmungsstellen verschiedener horizontaler Sprosse erfuhr die Hypotrophie eine seitliche Verschiebung mit schräg gerichtetem größtem Durchmesser. Ursprung (1901, p. 316) schreibt der Querschnittsform bzw. Exzentrizität der Ellipse eine ganz besondere Bedeutung für die Erhöhung der Biegungsfestigkeit zu. Da aber diese Wirkung auch auf andere Weise (siehe Exzentrizität des Holzes!) erreicht werden kann, so braucht die Querschnittsform keineswegs immer der Größe der Holzexzentrizität parallel zu gehen, da ja beide sich weitgehend vertreten können! Sehr stark elliptischer Querschnitt kann sich allerdings unter Umständen bis zu ausgesprochen hochkantig rechteckiger Brettform steigern, wodurch nach der herrschenden Ansicht die Biegungsfestigkeit außerordentlich erhöht werden soll. So sollen bisweilen die unteren Äste der Fichte brettförmig entwickelt sein. Ich habe Derartiges allerdings weder bei der Fichte noch bei anderen Nadelhölzern beobachtet, auch nicht bei den stärksten Graden der Exzentrizität.

C. Das Rotholz. Die Hypotrophie der Koniferen ist bekanntlich in der Regel von einer deutlichen, anatomischen Differenzierung des Holzkörpers — oberseits Weißholz (Zug-

holz), unterseits Rotholz (Druckholz) — begleitet. Daß auch in dieser Hinsicht verschiedene Nadelholzarten von Natur aus sich verschieden verhalten können, hat schon Donner erkannt, wenn er in der Zeitschrift für Jagd- und Forstwesen 1875 hervorhebt, daß gerade bei der Kiefer diese Differenzierung besonders gut ausgeprägt sei. Doch ist die Erwartung, daß die Rotholzmenge stets oder im allgemeinen parallel dem Grade der Hypotrophie bzw. Exzentrizität gehe, nicht berechtigt, da ja, wie schon Ursprung (1913, p. 188) betont, Rotholz ebenso wie Exzentrizität des Holzes und Querschnittsform der Erhöhung der Biegungsfestigkeit dient und genannte drei Mittel sich daher weitgehend untereinander vertreten können. Ich habe gefunden, daß, selbst bei ein und derselben Art, an gleich situierten Achsen, die Menge des Rotholzes bald im geraden, bald im umgekehrten Verhältnisse zur Größe der Holzexzentrizität steht, so daß weder von einer Gesetzmäßigkeit der Parallelität noch von einer solchen der Vertretung gesprochen werden kann. Mag auch vielleicht manchen Arten mit starker Exzentrizität auch stärkere Rotholzbildung $\pm$ angeboren sein als anderen mit schwacher Exzentrizität, so sind doch auch letztere fallweise reichlicher Rotholzbildung fähig, wie etwa Fichte und Tanne. Jüngere Achsen (von *Taxus*, *Juniperus communis*, *Pinus silvestris*, *Picea)* führten oft ebenso reichlich Rotholz wie ältere. Die Rotholzbildung erreichte — an horizontalen Ästen — ihr Maximum meist in geringer Entfernung von der Basis sowie an Krümmungsstellen. Schräg auf- oder abwärts gerichtete Achsen von Fichte, Tanne, Kiefer waren in der Regel rotholzärmer als horizontale. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildete ein fast lotrecht abwärts hängender, 3—4 *m* langer Ast erster Ordnung (mit 6 *cm* Umfang) von *Pinus silvestris*, dessen Holzkörper im unteren Drittel fast isotroph gebaut war, aber reichlich Rotholz führte, und zwar an jener Seite, die (am Astansatze) der morphologischen Unterseite entsprach. Es ist wahrscheinlich, daß es sich hier um einen Fall von Exotrophie handelt, wobei aber nicht, wie in der Regel an horizontalen oder schief abstehenden Zweigen, der Holzkörper der von der Mutterachse abgewendeten Außenseite unter gleichzeitiger Bildung von Rotholz gefördert erscheint, sondern die Exotrophie sich nur in der Rotholzbildung äußert, eine interessante Parallele zu dem von mir schon 1901 beobachteten Auftreten von Rotholz an den lotrecht herabhängenden Langtrieben der Lärche!

Zwei Fälle von Rotholzbildung verdienen noch besondere Erwähnung. Ein jüngerer, horizontaler Ast von *Picea* zeigte an seiner Basis mäßige Hypotrophie (1:1·6) bei schwach elliptischem

Querschnitt; ein ebensolcher von *Abies* wies dort einen fast isotrophen Holzkörper mit beinahe kreisförmigem Querschnitt auf. Bei beiden trat Rotholz schon in den ersten drei Jahrringen, gleichmäßig in allen Teilen derselben, auf, so daß ein das Mark allseits ringförmig umgreifender, geschlossener Rotholzkörper zustande kam, während in den späteren Jahren das Rotholz wieder, wie meist, sich auf die untere Hälfte der Jahrringe beschränkte. Daß eine derartige, ungewöhnliche, bisher nicht beschriebene Art der Rotholzbildung zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit beitragen und in unserem Falle speziell bei der Tanne vielleicht als eine Art Kompensation für die fast fehlende Hypotrophie gedeutet werden könnte, ist wohl nicht von der Hand zu weisen. Bei der von mir beobachteten heliotropisch gekrümmten Kiefer war die Rotholzmenge gegenüber jener in horizontalen Sprossen nicht gesteigert. Dagegen bedeckte bei der von Jaccard erwähnten verlagerten Zirbe Rotholz in extremer Entwicklung drei Viertel des Querschnittes *a*, der gleichzeitig auch die stärkste Exzentrizität (1:4) aufwies. Rotholz tritt zwar bei Umbiegungsversuchen mit lotrechten Achsen ganz allgemein auch an deren Unterseite auf (Versuche von Hartig, Wiesner, Bücher!), aber die besondere Steigerung der Rotholzmenge bei Jaccard's Zirbe hängt doch vielleicht irgendwie mit der vom Autor angenommenen Druckwirkung seitens der beiden Sekundärstämme zusammen. Ebenso trat Rotholz regelmäßig in allen von mir untersuchten anliegenden Achsen auf, ohne gegenüber den nichtanliegenden Achsen derselben Art eine Vermehrung seiner Menge zu erfahren. Diese Beobachtung, zusammengehalten mit der Angabe Ursprungs (1913, p. 183), daß Rotholz auch an der Unterseite von Fichtenstämmen, die im Walde dicht dem Boden anlagen, auftrat, wo ein Längsdruck auf diese Seite ausgeschlossen war, spricht neuerdings zugunsten der vielfach geäußerten Meinung, daß Rotholz keineswegs immer und überall als Druckholz aufzufassen sei. Übrigens hat man auch nach Münch (Entstehungsursachen u. Wirkg. d. Druck- u. Zugholzes d. Bäume, Forstl. Wochenschrift Silva, 1937, sowie Statik u. Dynamik d. schraubigen Baues d. Zellwand, bes. d. Druck- u. Zugholzes, Flora, Neue Folge, Bd. 32, 1938, p. 359 ff.) zwischen dem gewöhnlichen Rotholze, das an plagiotropen Achsen in deren Ruhelage vermöge der Lage zum Horizonte oder zur Mutterachse entsteht, und dem Rotholze, das an umgebogenen Hauptachsen erst nach ihrer Verlagerung sich bildet, auch Reaktionsholz genannt (weil, im Gegensatze zu ersterem, aktiver dynamischer Wirkungen fähig), wohl zu unterscheiden. An umgebogenen Hauptachsen kann sich zweifellos eine

Erhöhung der Menge des Reaktionsholzes für das vorhandene starke Aufrichtungsbestreben nur günstig auswirken, indirekt auch eine Erhöhung der Exzentrizität, insofern dann eben auch mehr Reaktionsholz Platz findet. Zweifellos sind die Unregelmäßigkeiten im Auftreten des Rotholzes sehr große. Man gewinnt immer mehr den Eindruck, daß die Pflanze in ihm ein Mittel besitzt, mit dem sie nahezu unbeschränkt disponiert, das sie zu beliebiger Zeit und an beliebiger Stelle einzusetzen vermag, und zwar, was die Verdickung seiner Zellwände betrifft, stets in solcher Art, daß dabei sowohl den Anforderungen, die an mechanische Festigung, wie an gute Leitungsbahnen für Wasser gestellt werden, in gleicher Weise Rechnung getragen wird.

II. Laubhölzer.

A. Ausmaß der Heterotrophie. Sprosse von *Rhododendron ferrugineum* fand ich in Übereinstimmung mit den Angaben der Literatur bald epi-, bald hypotroph gebaut. Die maximale Exzentrizität ersterer betrug 1·5:1, bei letzteren 1:4. Konstant epitroph wurde *Calluna vulgaris* mit einem Maximum von 5:1 befunden. Mäßige Epitrophie, maximal 1·75:1, wies *Alnus viridis* auf, mäßige Hypotrophie, maximal 1:2·7, *Rhododendron hirsutum*. Die angeführten Werte beziehen sich wieder auf horizontale, geradlinig verlaufende, nichtanliegende Sprosse. Jüngere Achsen waren, besonders bei *Alnus* und *Calluna*, oft ebenso stark exzentrisch, wie ältere. Die Höchstwerte lagen wiederum wie bei den Nadelhölzern in einiger Entfernung von der Astbasis.

Diese selbst wurde, in Übereinstimmung mit den Angaben der Literatur, auch bei sonstiger Epitrophie der Sprosse, in der Regel hypotroph, fallweise aber auch fast isotroph befunden. Auch Herič (Zur Anatomie exz. geb. Hölzer, Diss. Görz, 1915, p. 7) fand bei *Fagus silvatica* noch in 80—130 *cm* Entfernung von der Basis maximale Epitrophie. An Krümmungen und Verdrehungen, die besonders bei *Calluna* häufig auftreten, beobachtete ich häufig starke bis maximale Exzentrizität, die aber dann keineswegs nur auf diese Stellen der Achse beschränkt war. Anliegende Achsen vorstehender Arten waren nicht stärker exzentrisch gebaut als nichtanliegende. Daß Äste von *Fraxinus excelsior*, auch wenn sie horizontal verlaufen, stets zentrisch gebaut seien (vgl. Böning, Über d. inneren Bau horiz. u. geneigter Sprosse u. ihre Ursachen, Mitt. d. d. dendrolog. Ges., 1925, p. 100), kann ich nicht bestätigen. Ich fand sie vielmehr regelmäßig stark

epitroph (Maximum 3:1). Sicher spielt bei der Heterotrophie der Laubhölzer, wofern es sich um Epitrophie handelt, Endotrophie (im Sinne Wiesners) gelegentlich dieselbe ursächliche, bzw. verstärkende Rolle, wie Exotrophie bei den Nadelhölzern. Daß es auch innerhalb der Laubhölzer Arten gibt, die von Natur aus zu sehr verschiedenen Graden heterotropher Ausbildung neigen, ist nicht im geringsten zu bezweifeln, wenn auch die Zahl der daraufhin von mir bisher untersuchten Arten noch eine geringe ist.

B. Die Querschnittsform. Am deutlichsten war die elliptische Querschnittsform fast immer an Achsen von *Calluna* ausgeprägt und erhob sich nicht selten örtlich zu ausgesprochener Brettform, sowohl bei maximaler als bei geringerer Exzentrizität des Holzes. Auch bei einem unteren nichtanliegenden Aste einer putierten Rotbuche war dies (bei einer Epitrophie von 2·3:1) der Fall. *Alnus viridis* zeigte bald schwach elliptische, bald kreisrunde Querschnittsform ohne Rücksicht auf den Grad der Epitrophie. Die Achsen von beiden Rhododendren hatten meist schwach elliptischen Umriß. Anliegende Sprosse von *Calluna* waren an ihrem basalen, dem Boden entspringenden Teile unter Beibehalt des epitrophen Charakters oft stark abgeplattet, der Querschnitt ein elliptischer mit horizontal gestelltem größtem Durchmesser, ähnlich wie bei *Juniperus nana.* Im allgemeinen aber ergaben sich in der Querschnittsform anliegender und nichtanliegender Achsen keine wesentlichen Unterschiede.

C. Das Libriform. Während bei den Nadelhölzern bekanntlich mechanische Festigung und Wasserleitung in den Tracheiden vereint ist, wird erstere bei den Laubhölzern den Fasern (Prosenchym, Libriform) übertragen. Von einem Analogon zum Rotholze kann bei Laubhölzern nur bedingungsweise gesprochen werden, indem bisweilen, aber nicht immer, die Libriformzellen der geförderten Seite wesentlich stärker verdickt sind, als jene der nichtgeförderten. Dies habe ich schon 1901 für hypotrophe Sprosse von *Rhus Cotinus* und 1919 für epitrophe Sprosse von *Alnus viridis* festgestellt, während Herič (1915, l. c. p. 10, 25, 40) fallweise ein gleiches Verhalten an epitrophen Achsen von *Fagus silvatica*, bzw. *Salix fragilis* beobachten konnte. Aller Wahrscheinlichkeit nach bestehen auch bei den Laubhölzern zwischen Menge und Verdickung des Libriforms einerseits und dem Grade der Heterotrophie anderseits mancherlei Vertretungsmöglichkeiten.

Anhang.

Phylogenetische Erwägungen. Wir wissen heute, daß Koniferenäste durchaus nicht immer hypotroph gebaut sein müssen, sondern gelegentlich auch einen epitrophen Holzkörper entwickeln können (Ursprung, 1906, p. 279—282), ferner daß experimentell an Koniferenästen Epitrophie, an Laubholzästen Hypotrophie hervorgerufen werden kann (Jaccard, 1935). Mit Rücksicht darauf erscheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß Hypotrophie und Epitrophie in der phylogenetischen Entwicklung der Holzgewächse nicht nacheinander, sondern gleichzeitig, vielleicht das erstemal bei den Koniferen, aufgetreten sind. Es wäre aber denkbar, daß schon früher, innerhalb der heute ausgestorbenen *Calamarieae*, *Lepidodendreae* und *Sigillarieae*, die ein sekundäres Dickenwachstum besaßen und verzweigt waren, Heterotrophie in irgendeiner Form an geneigten Sprossen zur Ausbildung gelangt sei. Ebenso scheint mir eine solche Möglichkeit innerhalb der Monocotyledonen, etwa bei *Dracaena*- und *Aloe*-Arten, die nach Beendigung des Längenwachstums einen Verdickungsring ausbilden, gegeben, wenn auch Wiesner (Über Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie, Ber. d. d. bot. Ges., 1895, Bd. 13, H. 10, p. 482) meint, daß monocotyle Holzgewächse mangels eines kambialen Dickenwachstums im allgemeinen einer heterotrophen Ausbildung geneigter Achsen nicht fähig seien, was er an zahlreichen, von ihm in Buitenzorg untersuchten Arten (welche, gibt er nicht an!) bestätigt gefunden habe. — Herrn Univ.-Prof. Dr. F. Weber, dessen Entgegenkommen mir es ermöglichte, in seinem Institute speziell die neueste, einschlägige Literatur durchzusehen und einen Teil meiner anatomischen Untersuchungen auszuführen, gebührt mein aufrichtiger Dank.